©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Beobachtungen über Lebensspuren und Nahrungsweise der Bisamratte (*Fiber zibethicus* L.)

Von Kurt Ehrenberg

Mit 3 Tafeln

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Juni 1951)

1. Allgemeine Vorbemerkung.

Der Paläobiologe, welcher das Leben der Vorzeit sowie alle seine Erscheinungen und Vorgänge tunlichst klarzulegen und verständlich zu machen hat, kann dieser Aufgabe nur dann gerecht werden, wenn er mit den Erscheinungen und Vorgängen des Lebens der Jetztzeit durch Beobachtungen in der Gegenwart hinlänglich vertraut ist. Ebenso aber muß er, um die oft aufschlußreichen Zustände der Erhaltung, die Arten des Vorkommens der Fossilreste richtig deuten zu können, durch rezent-geologische Beobachtungen die Vorstadien der Fossilisation, die Vorgänge bei der Einlagerung ins Sediment, wie sie sich heute abspielen, kennen. In beiden Belangen kann er nie über ein Zuviel an Beobachtungen und Erfahrungen verfügen, weshalb er jede sich zur Sammlung solcher bietende Gelegenheit nützen sollte.

In solchem Sinne wissenschaftlich von meinem unvergeßlichen Lehrer, Othenio Abel, erzogen, bin ich unter anderem seit dem Sommer 1944 Anhäufungen von Muschelschalen im Bootshause des Landgutes unserer Familie am Mondsee im Salzkammergute genauer nachgegangen. Hierüber habe ich 1948 eine vorläufige Mitteilung veröffentlicht (1), welcher ich nunmehr die ausführlichere Darstellung folgen lassen möchte.

Bei den Beobachtungen und Aufsammlungen habe ich durch Angehörige, bei den weiteren Untersuchungen durch Kollegen und Schüler manche Unterstützung erfahren. Allen Helfern, besonders

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Prof. Dr. O. Abel †, Prof. Dr. L. K. Böhm, Dr. H. Iselstöger, Prof. Dr. W. Kühnelt, Dr. G. Pleskot, Prof. Dr. K. Schnarf † sowie meinen früheren Assistenten und Schülern Priv.-Doz. Dr. A. Papp, E. Sagan, Dr. A. F. Tauber und Dr. E. Thenius sei auch an dieser Stelle wärmstens gedankt.

2. Beschreibung und Erörterung der Beobachtungen.

Am landseitigen Ende des genannten Bootshauses reicht ein schräg gelagertes Brett vom Laufsteg bis zum Boden des hier bei mittlerem Wasserstande etwa 50 cm tiefen Sees hinab, um das Anlegen mit den ortsüblichen Flachbooten zu erleichtern und das Ufer vor Zerstörung zu schützen. Entlang des unteren Randes dieses Brettes erstreckte sich im Sommer 1944 etwa 1 m weit in einer Breite von etwa 40 cm ein Streifen von Muschelschalen und Schalenresten, der sich seewärts wie beidseitig des ihm gleichlangen Brettes randlich mehr weniger langsam verlor. Es handelte sich um Schalen von *Anodonta piscinalis* Nilsson, u. zw. nach G. Pleskot (Zoolog. Inst. d. Univ. Wien) um die *fa. rostrata* Held, also die Schlammform der Teichmuschel. Vorwiegend waren es Einzelklappen und Schalenfragmente, daneben wenige, fast immer klaffende Doppelschalen, dazwischen fand sich etwas Holz, Laub u. dgl. Die Einzelklappen lagen meist gewölbt-unten, also in Spülsaum- bzw. Driftlage, und waren oft ineinandergeschachtelt. Auch gewölbt-oben, die sogenannte Normallage, kam vor und ebenso eine Hochkanteinregelung, wie sie 1941 W. Schäfer als Folge des Zusammenschubs im Schill bei mehr weniger scheibenförmiger Gestalt und vorwiegend gleicher Windrichtung beschrieben hat (2)[1]. So war im ganzen also die Lagerung mehr weniger regellos.

[1] Hochkanteinregelung hat 1939 A. F. Tauber am Ostseestrande einige Male beobachten können. Da über diese meines Wissens erst wenige Beobachtungen veröffentlicht wurden, will ich die seinen hier auszugsweise wiedergeben. Tauber schreibt am 2. 6. 1946 u. a.: „Nach meinen bisherigen Beobachtungen ist sie (die Hochkanteinregelung) immer an die Schubwirkung von Wellen oder irgendwelcher Massen, die von Wellen geschoben werden, zurückzuführen. Wenn an der Ostsee viel *Zostera* und *Fucus* an den Strand gelangt, was periodisch im Herbst beim Absterben der *Zostera* und wenig später dann der *Fucus*arten, episodisch aber auch zu anderen Jahreszeiten, nach sturmreichen Tagen der Fall ist, werden Tang- und *Zostera*-Strandwälle an der Küste aufgeworfen. Diese Strandwälle werden, sofern sie nicht allzu groß sind, von den höchsten und daher am Strande am weitesten auslaufenden Wellen allmählich landwärts verschoben, besonders dann, wenn der Wind auffrischt und daher die Wellen während der Bildung der phytogenen Strandwälle höher werden. Bei diesem Landwärtsschieben der Tangwälle werden nun umherliegende

Auf dem schrägen Brett selbst, und zwar unter wie über dem Wasserspiegel, fanden sich Schalen und Klappen gleichfalls, aber nicht so gehäuft, sondern nur lose verstreut. Auch an anderen trockenen Stellen, z. B. da und dort auf den den Bootshauswänden entlang ziehenden Laufstegen, wurden einfache Klappen, Schalenfragmente, wie klaffende Doppelschalen aufgesammelt. Die letztgenannten waren auch hier immer leer, nur einmal habe ich auf dem schrägen Brett ober Wasser noch Weichteile darin gefunden.

Die für den Paläontologen bzw. Paläobiologen zunächst interessante Frage lautete: wie kommt oder kam diese Anhäufung zustande? Die *Anodonta*-Schlammform lebt wohl im Schlammboden des Bootshauses, aber keineswegs so gehäuft; sie lebt auch anderwärts im schlammigen Boden der Bucht, an der das Bootshaus liegt, aber nirgends entlang der Uferlinie war etwa ein kontinuierlicher Strandstreifen aus Muschelschalen und -klappen zu sehen. Warum also dann diese Massierung der Klappen und Schalen bei dem schrägen Brett? Und wieso die Funde solcher im Bootshaus über der Wasserlinie? Sollte das alles das Ergebnis einer normalen Aufbereitung sein?

Wie die Beobachtung gezeigt hatte, geht keine besondere Strömung in das Bootshaus hinein, welche von außen und gleichsam

Muschelschalen zum Teil miterfaßt und vom Tangwall ihrerseits landwärts geschoben, wobei sich die Muschelschalen hochkant und parallel zum Strandwall stellen. Auch dort, wo sich der Tangwall trichterförmig landeinwärts einbuchtet und eine Stauung der auflaufenden Wellen eintritt, kommt es seewärts vom Strandwall häufig zu einer Hochkantstellung der dort zusammengespülten, von den Wellen gegen den Tangwall geschobenen Muscheln. Wenn freilich die Tang- und *Zostera*strandwälle etwa 1 m Basisbreite erreicht haben, werden sie infolge ihrer großen Masse fast unbeweglich, und der Schubeffekt mit Hochkanteinregelung des Muschelschills bleibt — zumindest landeinwärts der Tangwälle — aus. Diese Größenbeschränkung gilt aber verständlicherweise nur für die westliche Ostsee. An anderen Meeren mit höherem Seegang können zweifellos auch noch mächtigere phytogene Strandwälle landwärts geschoben werden. In besonders starkem Maße habe ich solche Hochkanteinregelungen von Muschelschalen in Verbindung mit Tang- und *Zostera*wällen in der Kieler Außenförde beobachtet, und zwar bei den meist östlichen Frühjahrsstürmen im April 1939. Dies hängt damit zusammen, daß sich die Kieler Förde etwa gegen NNO trichterförmig gegen die Ostsee öffnet. Hiedurch wird bei Winden aus dem nördlichen und östlichen Sektor Wasser in die Förde hineingetrieben, deren Wasserstand bei Sturm hiedurch um mehrere Meter (bis 6 m sind beobachtet) allmählich ansteigen kann. Hiemit ist selbstverständlich eine weite und stetige Landwärtsverschiebung der phytogenen Strandwälle verbunden, die ihrerseits wieder eine entsprechend ausgedehnte Hochkanteinregelung des Muschelschalenschills bedingt. Wenn dann gar ältere Schillstrandwälle von den Tangwällen ‚überschoben' werden, bilden sich landseitig, vor den wandernden Tangmassen 20, 30, ja 40 cm breite Schillstreifen, die eine schöne Hochkanteinregelung aufweisen ..."

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von allen Seiten her die Schalen und Klappen zu dem schrägen Brett hin- und bei ihm zusammengespült haben konnte; noch wird vor allem der Wellengang innerhalb des Bootshauses so hoch, daß sie durch ihn weit hinauf auf das schräge Brett und auf die Laufstege gebracht worden sein konnten, zumal auch schon geraume Zeit kein entsprechendes Hochwasser zu verzeichnen gewesen war. All das konnte also nicht Ergebnis einer normalen Aufbereitung bzw. Aufarbeitung der auf natürlichem Wege anfallenden Hartteile abgestorbener Muscheln sein. Dazu kam ferner, wie die fortlaufende Beobachtung bald ergab, daß der Bestand an Schalen und Klappen sich auf dem schrägen Brett über der Wasserlinie, wo das besonders augenfällig war, stetig veränderte. So blieb eigentlich nur die Möglichkeit, daß die Schalen und Klappen dorthin auf irgendeinem anderen Wege gelangten und, auf der schrägen Fläche des Brettes mit der Zeit abwärts rutschend, weiter unten auch von den Wellen erreicht und hinabgespült, sich vor dem Unterrand desselben allmählich häuften.

Um über die Herkunft der Schalen und damit der Anhäufung Klarheit zu erlangen, habe ich an aufeinanderfolgenden Tagen das schräge Brett ober der Wasserlinie morgens von Klappen, Schalen und Schalentrümmern gesäubert. Es blieb stets bis zum Abend leer; aber am nächsten Morgen lagen wieder ein Paar Doppelschalen, Klappen mit Teilen der Gegenklappe und etliche Schalentrümmer über der Wasserlinie, auch wenn die Nacht — jeden stärkeren Wind oder Sturm hätte ich, ganz in der Nähe bei offenem Fenster schlafend, wahrnehmen müssen — nahezu windstill war. Wasserwirkung, die schon früher (s. o.) hinsichtlich der Funde oberhalb der Wasserlinie (auf dem Brett, auf den Laufstegen und an anderen höhergelegenen Stellen des Bootshauses) kaum vorstellbar schien, war also jetzt mit Bestimmtheit auszuschließen.

Gegen eine solche bzw. dagegen, daß die Schalen oberhalb der Wasserlinie wie auch die unterhalb derselben auf und bei dem schrägen Brett einer längeren und stärkeren Wasserbewegung, einem ebensolchen Wassertransport ausgesetzt gewesen wären, sprach auch ihr Erhaltungszustand. Die für derartige Beanspruchungen kennzeichnenden Bechädigungen, wie Rundungen, Facettierungen u. dgl. fehlten eigentlich ganz. Hingegen waren alle Übergänge von Schalen und Klappen mit nur unbedeutenden zackigen Ausbrüchen bis zu kleinen Scherben zu beobachten. Im einzelnen schien also das Zerstörungsbild recht bunt und vielfältig, im ganzen aber ergab sich doch, worauf noch zurückzukommen sein wird, eine gewisse Gleichförmigkeit der Beschädigungen bzw. Zerstörungen. Vor allem aber war auffällig, daß Einzelklappen wie Doppelschalen

die gleichen Beschädigungen aufwiesen, wobei allerdings von diesen meist nur eine Klappe betroffen war.

So kam zur Frage der Anhäufung der Schalen, Klappen und Trümmer die Frage nach dem Ursprung der eben erwähnten Beschädigungen. Und da richtete sich der Verdacht sehr bald auf die Bisamratte. Eine solche war in der Umgebung gesichtet worden. Im Bootshaus wurden in einer *Anodonta*-Klappe Exkremente gefunden, die Pflanzenreste enthielten und auf die Bisamratte bezogen werden konnten (Abb. 1). Etliche Meter buchteinwärts vom Bootshaus wurde unter dichtem Ufergebüsch, wo kleine Wassergräben vom ganz flachen, seichten Seeufer in den angrenzenden Wiesengrund hineinführen, ein Bisamrattenbau festgestellt. Bei einem dieser Wassergräben fanden sich in der Wiese, am Boden des Grabens selbst und vor dessen Mündung am Seeboden einige *Anodonta*-Schalen bzw. -Klappen mit den oben beschriebenen Beschädigungen. Solche wurden auch neben der Mündung eines Wassergrabens unter dem Ufergebüsch auf einer etwas erhöhten Bodenstelle entdeckt, und als wir uns vom See her mittels Bootes dieser Stelle näherten, vernahmen wir aus der nicht sichtbaren, weil vom Ufergebüsch verdeckten Öffnung des Baues ein sehr kräftiges Fauchen. Der Verdacht auf die Bisamratte verdichtete sich so zusehends. Da bedingte meine Abreise nach Wien wegen der Bechädigung des paläontologischen und paläobiologischen Institutes beim Fliegerangriff am 10. September 1944 einen Abbruch der Untersuchungen. Doch schon bald erhielt ich eine weibliche Bisamratte nachgesandt, die O. Abel unmittelbar bei dem Bootshaus, wo sie in der herbstlichen Mittagssonne unter einem Obstbaume schlief, erlegt hatte. Die Untersuchung des Mageninhaltes durch meinen damaligen Schüler E. Sagan unter freundlicher Mithilfe von K. Schnarf ergab neben pflanzlichen Resten unter anderem auch Kiemenlamellen von Bivalven. Damit war die Beweiskette eigentlich geschlossen und es bedeutete bloß eine weitere Bestätigung, als ich am 25. Mai 1945 im Bootshaus selbst, und zwar in einem den Winter über mittels Flaschenzuges aufgezogen gewesenen Boote, ein Lager der Bisamratte entdeckte. Es bestand aus den Bootswänden dicht anliegenden, mit Schilf- und Holzteilen vermengtem Laub und dazwischen sowie sonst im Boot fanden sich Klappen ohne wie mit den beschriebenen Beschädigungen. Einige Zeit später habe ich dann auf dem Laufsteg des Bootshauses, an einer (als Stapelplatz für verschiedenes Reservematerial) nur selten betretenen Stelle, ein anscheinend nicht fertig gebautes „Nest“ entdeckt und ferner noch, auf dem Seeboden vor einem schon erwähnten Bau weiter buchteinwärts, eine Anhäufung von *Anodonta*-Schalen bzw. -Klappen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die Beobachtungen wurden in den Folgejahren dauernd fortgesetzt. Dabei waren zwei Feststellungen bemerkenswert. Einmal waren die Bisamratten aus der Bucht nicht dauernd verschwunden; man konnte vielmehr, ab und zu, umherschwimmende im letzten Dämmerlicht eben noch wahrnehmen, auch jene eigenartigen, klatschenden Schläge hören, welche (s. 10, S. 66) mit dem Schwanz beim Untertauchen hervorgebracht werden sollen. Zweitens fielen in den Beobachtungszeitraum neben der starken Vereisung im Winter 1946/47 mehrfach heftige Stürme und vor allem Hochwasserstände. Trotzdem fanden sich über der Normalwasserlinie nur vereinzelt neue Schalen bzw. Klappen, erfuhr die Schalenhäufung vor dem Unterrand des schrägen Brettes bloß unbedeutenden Zuwachs. Aber — sie blieb doch nicht unverändert. Konnte zwar das Wasser weder für die Schalendeponierungen oberhalb der gewöhnlichen Wasserstände noch für die Schalenanhäufung beim Unterrand des schrägen Brettes verantwortlich gemacht werden, so vermochte es doch mit der Zeit die Anhäufung teils aufzuarbeiten, teils umzulagern. Bis zum Spätherbst 1949 war aus dem Schalenstreifen, wo die Schalen bzw. Klappen gewölbt-oben, gewölbt-unten, hochkant-eingeregelt, im ganzen also mehr weniger regellos gelagert waren (s. S. 356), ein richtiges Muschelpflaster mit gewölbt-oben als vorwiegender Klappenlage geworden und bis zum Frühjahr 1951 war dieses (gegenüber der Anhäufung an Umfang reduzierte) Muschelpflaster weitgehend zusedimentiert.

3. Aus der bisherigen Literatur über Morphologie und Biologie der Bisamratte nebst Bemerkungen über die Körperproportionen.

Eine eingehende Beschreibung der Bisamratte gibt L. Heck in Brehms Tierleben (3). Bekanntlich gehört *Fiber zibethicus* L. systematisch zur Gruppe der Wühlmäuse oder *Arvicolidae,* biologisch aber zu den von der terrestrischen zur amphibiotischen Lebensweise übergegangenen Säugetieren. Von der bis 60 cm erreichenden Körperlänge entfällt etwa die Hälfte auf den mehr weniger bilateral-komprimierten, kleinschuppigen Schwanz. Das Fell ist dichtanliegend, die Ohren sind klein und verschließbar. Die Hintergliedmaßen übertreffen die Vorderbeine an Größe und sind mit Schwimmhäuten versehen. Daß die Bisamratte ihren Namen dem Sekrete einer beim äußeren Genitale gelegenen Drüse verdankt; daß sie als See- und Flußuferbewohner einfache unterirdische Baue, besonders im Norden ihres Verbreitungsgebietes auch sogenannte Burgen über dem Wasser anlegt; daß sie, die erst zu

Beginn dieses Jahrhunderts aus ihrer nordamerikanischen Heimat nach Europa eingeführt wurde und sich hier sehr rasch ausbreitete, wegen ihres Pelzwerkes geschätzt, wegen der Schäden an Dämmen, Wasserpflanzen usw. aber gegenteilig bewertet wird, dürfte gleichfalls allgemein bekannt sein.

Für den Paläontologen (Paläozoologen und Paläobiologen) sind naturgemäß vor allem die Hartteile von Interesse. Das Skelett ist im ganzen ein normales Nagerskelett. Beachtenswert scheinen mir die Proportionen. An einem 1944 durch H. Iselstöger aus dem Zoologischen Institute der Universtät Wien entlehnten Skelette maß ich die Schädellänge mit knapp 60 mm. Die Halslänge betrug knapp 24 mm, wovon fast die Hälfte auf die beiden atypischen Halswirbel entfällt, so daß die fünf restlichen Zervikalwirbel (Ce. 3—7) etwa je 2,5 mm anteroposteriore Länge aufweisen. Viel länger ist die Brustregion. Die 13 hierhergehörigen Wirbel ergaben zusammen eine Länge von 54 mm, wovon etwa 34 mm auf die zehn Thorakalwirbel und etwa 20 mm auf die drei Thorakolumbalwirbel kommen, so daß die einzelne Wirbellänge im thorakalen Abschnitt um 3,4 mm, im thorakolumbalen fast 7 mm beträgt. Die sechs Lumbalwirbel bauen eine 52 mm lange Lendenregion auf, auf die Länge der einzelnen Lendenwirbel entfallen mithin nicht ganz 9 mm. Die Sakralregion mißt bei drei Wirbeln (gegenüber vier nach Flower, s. 4, S. 80) 33 mm, Einzelwirbellänge also 11 mm. Am Schwanz habe ich etwa 22 Wirbel (gegenüber 25 nach Flower) gezählt mit einer Gesamtlänge von 200 mm bzw. einer durchschnittlichen Einzellänge von nicht ganz 10 mm. Es ergibt sich demnach eine „knöcherne Gesamtlänge“ (vgl. 5, S. 563/564) von etwa 423 mm. Davon entfallen (nach der Formel Schädellänge bzw. Halslänge usw.: Gesamtkörperlänge = x : 100) rund 14% auf den Schädel, 6% auf die Hals-, 13% auf die Brust-, 12% auf die Lenden-, 8% auf die Kreuzbein- und 47% auf die Schwanzregion.

An diesen Zahlen scheint mir neben der beträchtlichen Schwanzlänge vor allem die relative Kürze des Halses, vor allem der fünf hinteren Zervikalwirbel, bemerkenswert. Man wird das dahin interpretieren dürfen, daß die Beweglichkeit des Kopfes gegenüber dem Achsenskelett (noch) gewahrt ist, hingegen die Halsregion als solche die ihr bei rein terrestrischen Säugern zukommenden Aufgaben mit dem Übergang zur amphibiotischen Lebensweise teilweise einbüßte und sich mithin auf dem Wege zu einer Reduktion befindet, wie sie uns in extremen Ausmaßen etwa bei den Cetaceen begegnet; dementsprechend tritt auch äußerlich, ähnlich wie bei diesen, der Hals kaum als besonderer Körperabschnitt in Erscheinung. Beachtung verdient meines Erachtens

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ferner die fast gleiche Brust- und Lendenlänge bei so verschiedener Wirbelzahl und damit die unterschiedliche Länge der Thorakal- gegenüber den Lumbal- und den diesen auch hinsichtlich der Länge weitgehend genäherten Thorakolumbalwirbeln.

Auch die Gliedmaßenproportionen, und zwar wieder die Längenmaße, wollen wir näher betrachten. Es betragen: Die „knöcherne" Oberarmlänge etwa 36 mm, die „knöcherne" Unterarmlänge etwa 43 mm, die „knöcherne" Handlänge etwa 27 mm, die gesamte Länge der Vorderextremität also 106 mm; in der Hinterextremität belaufen sich die entsprechenden Maße auf etwa 43 mm (Oberschenkel), etwa 62 mm (Unterschenkel), etwa 68 mm (Fuß), etwa 173 mm (Gesamtlänge)[2]. Aus der Proportion Oberarmlänge : Gesamtlänge der Vorderextremität = x : 100 bzw. den analogen Proportionen für Unterarm, Hand, aus den entsprechenden Proportionen für die Hintergliedmaße ist leicht zu errechnen, daß von der Gesamtlänge des Vorderbeines rund 34% auf den Oberarm, rund 41% auf den Unterarm und rund 27% auf die Hand, von jener des Hinterbeines aber rund 25% auf den Oberschenkel, rund 36% auf den Unterschenkel und rund 39% auf den Fuß entfallen. In ähnlicher Weise ist (aus der Proportion 173 : 106 = = x : 100) die „Überlänge" der hinteren gegenüber den vorderen Gliedmaßen mit rund zwei Dritteln und (aus den Proportionen 43 : 36 bzw. 62 : 43 und 68 : 27 = x : 100) die Zunahme dieser „Überlänge" für die einzelnen einander entsprechenden Abschnitte gegen distal von nur etwa einem Fünftel beim Oberschenkel gegenüber dem Oberarm, über bereits nahezu die Hälfte beim Unterschenkel gegenüber dem Unterarm, bis auf mehr als das Zweieinhalbfache beim Fuß gegenüber der Hand festzustellen. Die Hinterextremität ist mithin nicht nur, wie bekannt, merklich länger als die Vorderextremität, sondern auch, was die gegenseitigen Längen ihrer einzelnen Abschnitte angeht, durchaus abweichend proportioniert: denn Oberarm-:Unterarm-:Handlänge verhalten sich wie 36:43:27, Oberschenkel-:Unterschenkel-:Fußlänge aber wie 43:62:68 (s. o.), wozu noch kommt, daß im Fuß der vierte Strahl den dritten an Länge etwas übertrifft.

Es liegt nahe, auch die Relationen auf den Übergang zur amphibiotischen Lebensweise zu beziehen und von biohistorischem Gesichtspunkte aus die Überlänge der Hintergliedmaßen als Verlängerung und gleich den anderen erwähnten Eigentümlichkeiten

[2] Bei der Unterarmlänge ist das 3 mm lange Olecranon ulnae, beim Fuß der 10 mm lange Fersenhöcker unberücksichtigt geblieben, weil bei vollkommen gestreckt gedachter Extremität jenes mit seiner Länge gleichsam den Oberarm, dieser den Unterschenkel übergreifen würde.

hinsichtlich der Längenverhältnisse der Extremitäten als Anpassung an das Schwimmen als zusätzlicher, ja vorherrschender Lokomotionsart zu bewerten. Da jedoch auch terrestrische Nagetiere im Regelfalle längere Hinter- und kürzere Vorderbeine aufweisen, werden noch vergleichende Untersuchungen nach Art der eben von E. Thenius an *Cavia porcellus* durchgeführten (9) vonnöten sein, um eindeutig festlegen zu können, in welchem Ausmaße die erhobenen Befunde tatsächlich in obiger Weise zu interpretieren sind.

Bieten somit Skelett wie äußeres Erscheinungsbild gewisse Besonderheiten dar, so ist das Gebiß typisch arvicolid. Trotzdem sind die Angaben über die Ernährungsart verschieden und teilweise widerspruchsvoll.

L. Heck sagt (3, S. 278), daß die Bisamratte fast ausschließlich von Wasserpflanzen lebt, obgleich man in den Bauen von mehreren auch ausgefressene Muschelschalen gefunden hat. Dann aber gibt er Audubons Beobachtungen an gefangenen Bisamratten wieder, daß sie „sehr gerne" Muscheln verzehrten, weichschalige mit scharfen Bissen öffneten, bei hartschaligen warteten, bis sie sich von selbst aufschlössen. Schließlich fügt Heck noch hinzu, daß die Bisamratte auch in Böhmen keineswegs rein vegetarisch lebe. Teichmuscheln (*Anodonta*) wurden von weither durch das Wasser geschleppt, um sie an erhöhter Stelle vor dem Baue zu verzehren, wo dann ganze Berge von Muschelschalen hinterlassen werden. Auch Krebse und tote Fische kämen als Nahrung in Betracht und kleine Fische sollen auch nach Otterart gefangen werden[3].

Nach W. Kobelt (6, S. 286) sind „eine Lieblingsnahrung für die Bisamratte ... die Süßwassermuscheln (*Unio*), die sie aus dem Wasser holt und durch Zernagen des Schloßbandes und der Wirbel öffnet; in der Nähe ihrer Wohnstätten findet man dieselben manchmal in ganzen Häufchen zusammengetragen"[4].

[3] Gelegentlich eines von mir in der Zoolog.-Botan. Ges. in Wien (Abtlg. f. Paläontologie u. Abstammungslehre gemeinsam mit der Abtlg. f. Zool.) am 31. 1. 1945 gegebenen vorläufigen Berichtes erinnerte O. Troll-Obergfell an die Funde von Fischotolithen im Mageninhalte von Bisamratten aus Böhmen und Oberösterreich sowie an Fütterungsversuche im Schönbrunner Tiergarten, wo auch Seefische von Bisamratten gefressen wurden (vgl. den Bericht Trolls in Vhdlgn. Zool. Botan. Ges. Wien **83**, 1933, S. [61]).

[4] Wie mir W. Kühnelt gleichzeitig mit dem Hinweis auf diese Arbeit mitteilte, kommen die gesamten Unioniden des nordöstlichen Nordamerika als Nahrung der Bisamratte in Betracht, und er selbst hat von ihr aufgenagte *Lampsilis luteola-* und *L. recta*-Exemplare am Südufer des Eriesees zwischen Toledo und Sandusky gefunden (Brief v. 11. 11. 1946).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gegen eine mehr als bloß gelegentliche Molluscophagie der Bisamratte hat sich nun aber 1924 Prell gewandt (7), und zwar wegen des Gebisses (s. oben). Ihm lagen Schalen der Flußperlmuschel (*Margaritana margaritifera* L.) aus Böhmen vor, die von Bisamratten angefressen sein sollten (Abb. 2). Sie hatten je ein mehr weniger ovales (nach den Bildern scheinbar immer auf ein und dieselbe Klappe beschränktes) Loch hinter bzw. unter dem Wirbel mit zur Schalenoberfläche schrägen Bruchrändern, welches wohl durch Nagen oder einen ähnlichen Vorgang entstanden sein konnte, aber zu klein schien, um den Muscheln beizukommen. Prell untersuchte ferner Schalen von *Unio batava* Lam., *Unio pictorum* L. und *Anodonta piscinalis* Nilss. aus böhmischen Bisamrattenburgen, vermochte aber außer Korrosionen keine Beschädigungen wahrzunehmen. Daß er nirgends zuverlässige Auskunft über die Gefährlichkeit der Bisamratten für Muscheln erhielt, bestärkte ihn (s. oben) in der Meinung, daß die Schalenreste bei Bisamrattenbauen keine Mahlzeitreste, sondern höchstens Baumaterial sein dürften. Die Löcher in den Schalen aber glaubte er Perlendieben anlasten zu sollen, zumal beim Aufschneiden mittels Messers ebensolche Löcher entstünden.

Gegen diese Darlegungen hat 1925 Pustet Stellung genommen (8). Er fand den sonst reichen Besatz mit lebenden Flußperlmuscheln eines bayerischen Gewässers in der Umgebung von Bisamrattenbauen fehlend, vor und in diesen aber Häufchen leerer Schalen. Auch auf Baumstrünken, in Astgabeln usw. über der Wasserlinie sah er Muschelschalen, die nach dem letzten, entsprechenden Hochwasser nicht dort waren (vgl. S. 358). Von 80 doppelklappigen Schalen der Flußperlmuschel hatten 30 Löcher (s. unten), einige (beschädigte wie unbeschädigte) zeigten auch „Zahneingriffe". Er markierte in Bauen gefundene geschlossene Schalen. Nach zwei Tagen waren sie leer und teils mit, teils ohne Loch. Ähnliche Versuche bei gefangenen Bisamratten zeitigten analoge Ergebnisse.

Die Löcher mit einem Durchmesser von 5 bis 8 mm waren auf eine Klappe beschränkt oder erstreckten sich (bis je zur Hälfte) auf beide. Sie lagen vor bzw. ober dem Wirbel und trafen gerade auf den vorderen Adduktor. Seine Zerstörung wie das Abfließen des Atemwassers führten wohl bald zum Klaffen der Schalen. Ähnliches wird auch für Prells Schalen anzunehmen sein. Bei ihnen zielt das Loch auf den hinteren Adduktor und ist wegen der in seinem Bereiche dünneren Schale größer; das Fehlen von Nagespuren (Zahneingriffen) besagt nichts (es mag, wie ich hinzufügen möchte, auch dabei die dort geringere Schalendicke eine Rolle spielen).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

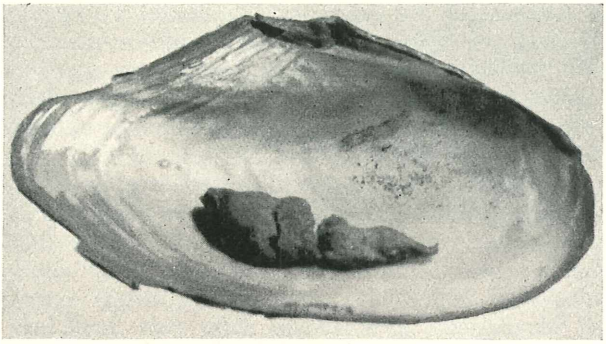


Abb. 1.

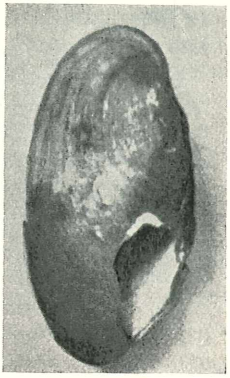


Abb. 2.

Abb. 1. Linke Klappe von *Anodonta piscinalis* Nilss., *fa. rostrata* Held; Innenansicht mit höchstwahrscheinlich von *Fiber zibethicus* L. stammendem Exkrement. Pichlgut am Mondsee, O.-Ö. Länge (ant.-post.) 85 mm. Original im Paläontol. u. Paläobiolog. Inst. d. Univ. Wien.

Abb. 2. Schale von *Margaritana margaritifera* L. juv., offenbar von *Fiber zibethicus* L. angenagt. Aufsicht auf die linke Klappe. Nach Prell 1924.

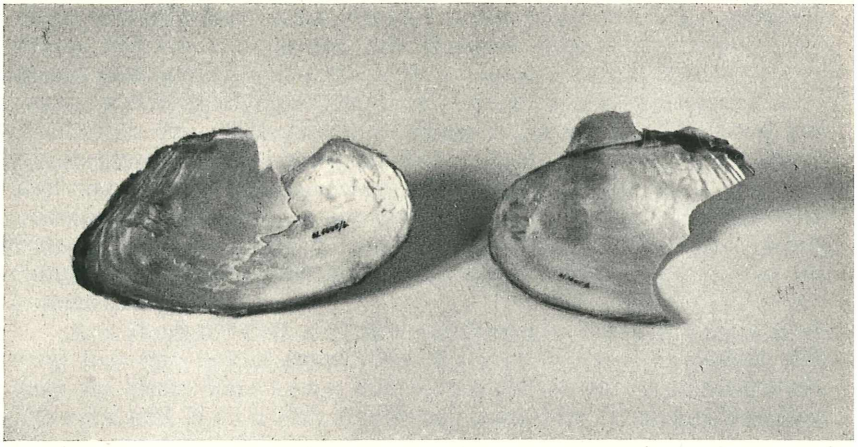


Abb. 5. Beide Klappen einer durch *Fiber zibethicus* L. aufgeknackten Schale von *Anodonta piscinalis* Nilss., *fa. rostrata* Held; Innenansicht. Pichlgut am Mondsee, O.-Ö. Etwa $^2/_3$ nat. Gr. Original im Paläontol. u. Paläobiolog. Inst. d. Univ. Wien.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die unbeschädigt geöffneten Muschelschalen (s. oben) erklärt Pustet dahin, daß, während die Bisamratte mit dem Öffnen und Verzehren einer Muschel beschäftigt ist, andere aufs Trockene gebrachte verendeten und von selbst klafften. Was aber die Perlendiebe angehe, so arbeiten diese mehr oder weniger sachgemäß, vermeiden jedenfalls Beschädigungen der Muscheln wie ihrer Schalen.

1929 ist auch K. Toldt auf die Ernährungsbiologie der Bisamratte zu sprechen gekommen (10). Er berichtet (in dem mir von L. K. Böhm zur Verfügung gestellten Sonderdruck S. 70—77), daß neben angeblich mitunter massenweise vertilgten Fischen, Fluß- und Teichmuscheln auch *Limnaea stagnalis* L., ja selbst junge Hasen, Wasservögel, Feld- und Haushühner wie deren Eier und Brut, aber auch Insekten als animalische Kost der Bisamratte genannt wurden, erwähnt die behauptete „Vorliebe" für Frösche und das gelegentliche Anfressen toter oder kranker Individuen der eigenen Art, verweist ferner auf örtliche Beobachtungen eines starken Rückganges von *Unio cytherea* Küst. und *Anodonta piscinalis* Nilss. seit Auftreten der Bisamratte, auf Funde aufgebrochener Muschelschalen wie auf Untersuchungen des Mageninhaltes. Gleichwohl und trotz des Hinweises, daß mangelnde Nachweisbarkeit animalischer Kost im Mageninhalt solche nicht ausschließe, weil „die Bisamratten als Nagetiere die Weichteile vom Skelett abschälen", die Hartteile z. B. von Fischen mithin gar nicht verschlucken, steht Toldt selbst einer mehr als gelegentlichen tierischen Nahrung mit Reserve gegenüber. Die Bisamratten sind wohl „wie auch andere Nager (Ratten, Mäuse) bis zu einem gewissen Grade omnivor", doch spielt die Fleischkost „sicherlich eine untergeordnete Rolle"; „neben der Mehrzahl von Bisamratten, die überwiegend vegetarisch leben", gibt es „auch Individuen, die sich vorwiegend an animalische Kost halten"; „zweifellos sind aber ... die Bisamratten in erster Linie Pflanzenfresser, was auch ihrem anatomischen Bau entspricht (Gebiß, Blinddarm)", sind Äußerungen, die diese seine Meinung klar erkennen lassen.

Aus jüngerer Zeit sind mir zur Biologie der Bisamratte noch zwei Beiträge bekanntgeworden. Scheuring (11) äußert sich ganz im Sinne Pustets, auf dessen Befunden er offenbar fußt. Varga und Mika (12) schildern (nach dem deutschen Resumee ihrer in magyarischer Sprache abgefaßten Arbeit, dessen Kenntnis mir E. Thenius vermittelte) die von der Bisamratte um Ödenburg (Sopron) bewohnten Biotope (Bäche, Quellseen der Teichmühlen, Neusiedler See) und deren Besiedlung. Nach ihnen spielen als Nahrung der dortigen, auch am hellen Tage jagenden Bisam-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ratten Pflanzen (*Phragmites*-Wurzeln, *Potamogeton pectinealis*) wie Tiere (neben Forellenbrut besonders *Potamobius astacus* L. und *Potamobius leptodactylus* Eschz. — beide bereits dezimiert bis ausgerottet —, wahrscheinlich auch Eier und Junge von Wasservögeln) eine Rolle. Wo keine Muscheln vorkommen (Neusiedler See), werden auch *Vivipara vivipara* und *Planorbis* gefressen. Über die auf mehreren Bildern sichtbaren Muscheln enthält die deutsche Zusammenfassung keine Angaben. Die auf einer Treppe im großen Teichmühlensee verstreuten Schalenstücke (l. c. Abb. 3) erinnern jedoch sehr an unsere eigenen Befunde.

4. Vergleich der eigenen Befunde mit den im Schrifttum niedergelegten.

Wenn wir die im vorigen Abschnitt mitgeteilten einschlägigen Literaturangaben zur Molluscophagie der Bisamratte miteinander und mit unseren eigenen Befunden vergleichen, dürfen wir zunächst feststellen, daß die nunmehr für die Molluscophagie vorbringbaren Argumente an Überzeugungskraft den gegenteiligen entschieden überlegen sind. Ja, wir dürfen sogar die Behauptung wagen, daß an der Molluscophagie der Bisamratte nicht mehr gezweifelt werden kann. Das soll nicht heißen, daß die Bisamratten oder gar sämtliche Bisamratten ausschließliche Muschelfresser wären; es soll nicht einmal bedeuten, daß jede Bisamratte Muscheln verzehre; aber es soll und muß dahin verstanden werden, daß Bisamratten auch Zweischaler verzehren und daß diese unter deren Nahrung eine gewisse und zumindest stellenweise eine erhebliche Rolle spielen (mehr weniger partielle Molluscophagie).

Unter den bisherigen, zur Molluscophagie der Bisamratte positiv lautenden Angaben sind bloß allgemein gehaltene bis über Einzelheiten berichtende zu verzeichnen. Die ausführlicheren Mitteilungen hinsichtlich der Flußperlmuschel (*Margaritana margaritifera* L.) haben wir bereits wiedergegeben, desgleichen die kürzeren hinsichtlich *Unio* (s. S. 363 und 364). Unionen-Schalenfunde, aber ohne andere als Korrosionsbeschädigungen, erwähnt auch Prell, die er freilich, gemäß seiner ablehnenden Einstellung zu einer Molluscophagie der Bisamratte nicht als Mahlzeitreste, sondern bloß als Baumaterial deutet. Ebenso äußert er sich hinsichtlich der Teichmuschel (*Anodonta*). Hingegen nennt Toldt die Teichmuschel ausdrücklich als Nahrung (s. S. 365). Ihre Schalen aber fanden wir bei Toldt wie bei Heck in Brehms Tierleben als Mahlzeitreste genannt und *Anodonta*-Schalen dürften auch bei Varga und Mika als Mahlzeitreste von Bisamratten abgebildet

sein (s. S. 363 und 365). Wie aber die Bisamratte beim Fressen der Teichmuschel verfährt, ob und welche Beschädigungen sie an deren Schalen hervorbringt, wird, so weit ich sehen konnte, nirgends erörtert[5]. Da auf diese Fragen meine eigenen Befunde und Beobachtungen immerhin gewisse Hinweise geben, will ich auf sie (s. S. 358) nochmals zurückkommen.

Schon ein flüchtiger Vergleich der in Abb. 3 und 4 wiedergegebenen Auswahl von *Anodonta*-Klappen bzw. Bruchstücken solcher mit den Angaben über *Unio*- und *Margaritana*-Schalen läßt weitgehende Unterschiede erkennen. Während die Unionen-Schalen nach Kobelt bloß in der Umgebung der Wirbel Beschädigungen aufweisen dürften; während bei den Flußperlmuscheln Prells die Beschädigungen, welche wir — die Wirbelkorrosionen ausgenommen — mit Pustet und auf Grund seiner Darlegungen den Bisamratten anlasten möchten, auf je ein ovales Loch hinter bzw. unter dem Wirbel beschränkt sind, das schräge Bruchränder aufweist und anscheinend ganz in einer, u. zw. an den abgebildeten Stücken in der linken Klappe gelegen ist; während bei Pustets Schalen der gleichen Art das Loch etwas kleiner ist, vor bzw. ober dem Wirbel und bald nur in einer Klappe, bald auch, mit ungleichen oder gleichen Anteilen, in beiden Klappen liegt (vgl. S. 364), zeigen unsere Abb. 3 und 4 bloß Schalen- bzw. Klappenbruchstücke. Die Beschädigungen an den Hartteilen unserer *Anodonta piscinalis fa. rostrata* gehen also — von den im gegenwärtigen Zusammenhange belanglosen Wirbelkorrosionen sehen wir wieder ab — viel weiter, und Löcher wie die an den Hartteilen von *Unio*-Arten bzw. von *Margaritana margaritifera* beschriebenen fehlen ganz. Hingegen scheinen, wie erwähnt, die auf Varga und Mikas Abb. 3 sichtbaren Stücke sich den unseren ganz gleich zu verhalten. Soweit die leider sehr verkleinerte Wiedergabe ein Urteil gestattet, liegen auf den Treppenstufen (s. S. 366) keine Schalen bzw. Klappen mit Löchern und wie an unserer Beobachtungsstelle am Mondsee sind intakte Klappen viel spärlicher als Fragmente.

An unserem Material — und wohl auch an dem auf Varga und Mikas Abb. 3 zu sehenden — wechselt die Ausdehnung der Klappenreststücke sehr. Bald ist bei unserem Beobachtungsstoff der größte Teil, bald auch nur ein kleines Fragment der Klappe erhalten; bald die wirbelnahe Region mit dem rückwärts anschließenden Klappenteil; bald auch mehr weniger die obere oder die hintere Klappenhälfte; bald die Umgebung des freien Klappenrandes im

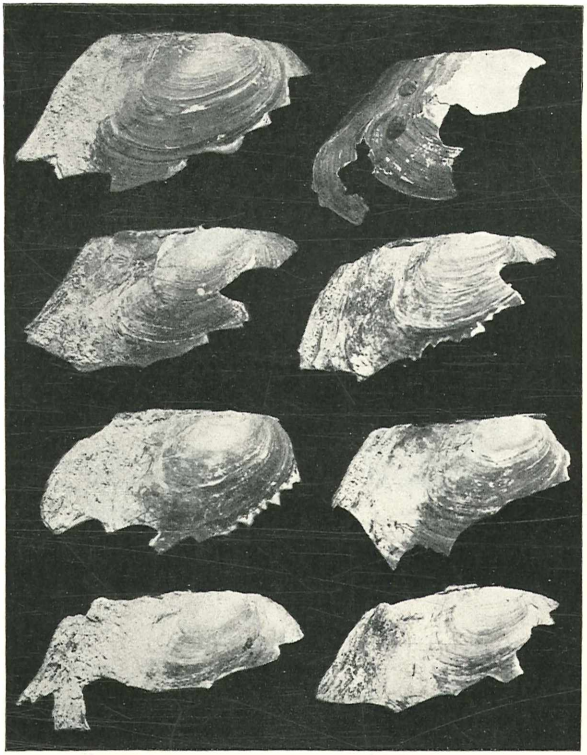
[5] Toldts Bemerkung (a. a. O.), daß in den Teichen von Weitra (Niederösterreich) „die vorhandenen Muschelschalen aufgebrochen vorgefunden“ wurden, ist zumindest nicht eindeutig auf *Anodonta* beziehbar.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

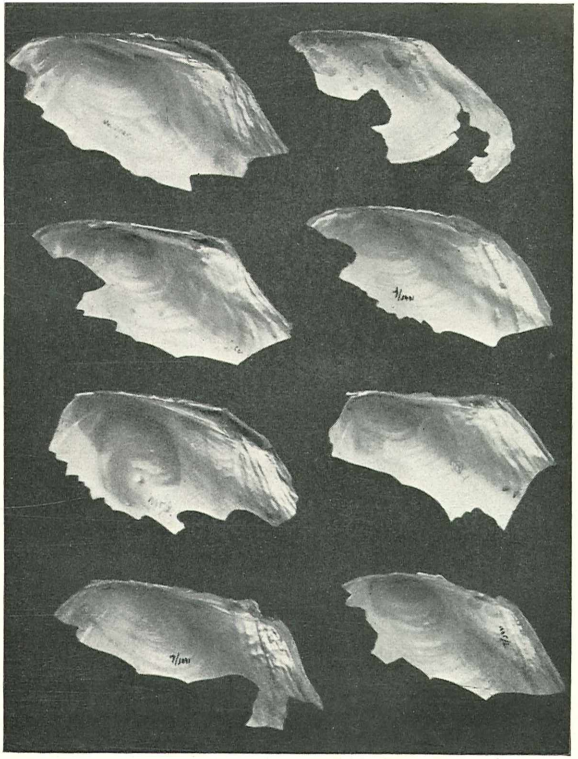
vorderen Klappenteile usf. Auch die Bruchränder sind vielgestaltig, mitunter gezähnelt, dann wieder von mehr grob-zackigem bis wellig-buchtigem Verlauf. Wie bereits erwähnt (s. S. 358/59), finden sich diese Beschädigungen in grundsätzlich gleicher Weise bei im Verband erhaltenen Doppelschalen wie bei Einzelklappen. Auch im ersten Falle erweisen sie sich zumeist als auf eine Klappe beschränkt, u. zw. kann von ihnen ebenso die rechte Klappe (wie in Abb. 3 und 4) als auch die linke (an manchen nicht abgebildeten Stücken) betroffen sein. So ist also das Zerstörungsbild im einzelnen sehr vielgestaltig, und erst bei umfangreichen Aufsammlungen kann man Reihen mit allerlei Übergängen zwischen den verschiedenen Extremen wie auch Serien gleichartiger Stücke zusammenstellen, vermag man an beiden trotz des bunten Wechsels gewisse einheitliche Züge zu erkennen.

Recht lehrreich für die Frage der Beschädigung von *Anodonta*-Schalen durch die Bisamratte scheint mir das in Abb. 5 wiedergegebene Stück zu sein. Hier fehlt von der rechten Klappe der hintere, an einem wellig-buchtigen Rande weggebrochene Teil, während ihr vor dem Wirbel ein kleines, herausgebrochenes Stückchen der linken Klappe anhaftet. Die linke Klappe selbst, die beim Aufsammeln im Bootshaus mit der rechten noch an Teilen des Schloßrandes zusammenhing, zeigt in der Fortsetzung des vorgenannten Ausbruches einen Sprung, der sich in zackigem Verlauf bis gegen den freien Schalenrand hinzieht. Hier liegt also einer der nach meinen Beobachtungen seltenen Fälle vor, wo von der Bisamratte beide Klappen beschädigt wurden — denn nach den Verhältnissen an der Fundstelle kann der Sprung in der linken Klappe kaum auf eine andere Ursache, vor allem nicht auf die an sich gleicher Wirkung fähige Sonnenbestrahlung (s. u.) zurückgeführt werden. Damit stehen wir aber vor der Tatsache, daß die Beschädigung, wenn sie beide Klappen betrifft, rechts und links zu ganz verschiedenen Brüchen führen kann, zu einem wellig-buchtigen in der einen, zu einem zackigen in der anderen. Das scheint im ersten Augenblick befremdlich, weil für solche Verschiedenheit im Bruchrandverlauf bei den Klappen einer Schale kaum Unterschiede zur Erklärung herangezogen werden können, wie sie wohl für die analogen Verschiedenheiten zwischen Schalen bzw. Klappen von artverschiedenen Muscheln eine Rolle spielen mögen (s. u.), also vor allem die Dicke der Schale, ihre Struktur usf. Eher wird an eine unterschiedliche Beanspruchung beider Klappen beim Aufknacken hinsichtlich Druck usw. zu denken sein, die Ursache also nicht in den Klappen selbst, sondern in ihrem Bearbeiter und der Art der Bearbeitung zu suchen sein.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



A

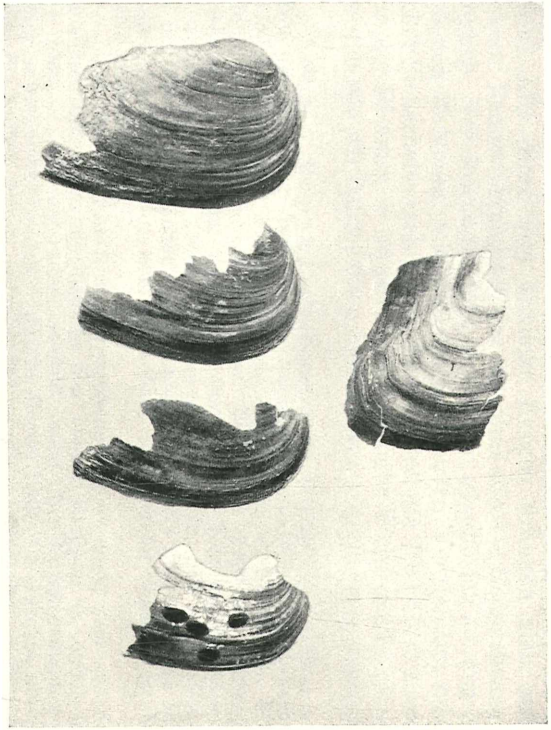


B

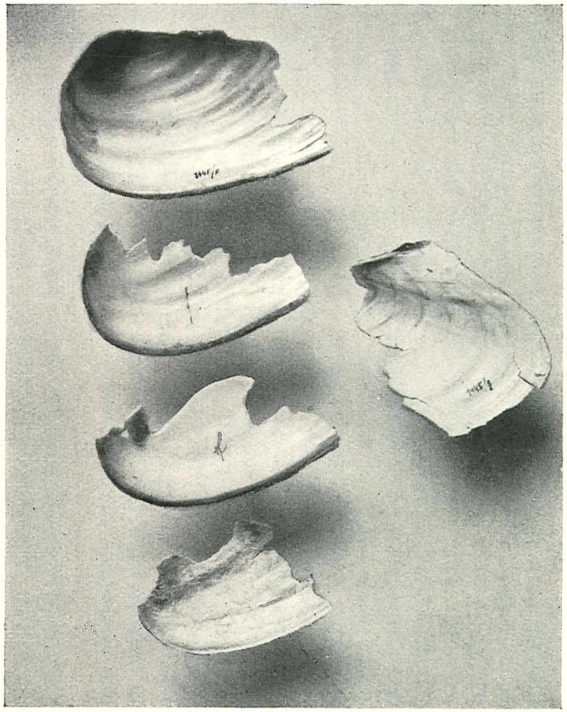
Abb. 3. Reststücke rechter Klappen von durch *Fiber zibethicus* L. aufgeknackten Schalen von *Anodonta piscinalis* Nilss., *fa. rostrata* Held; A von außen, B von innen. Die beiden dunklen „Flecken" auf der Klappe rechts oben in A stellen nach der freundlichen Bestimmung von Prof. Dr. W. Kühnelt (Graz) Kokons von Blutegeln dar. Pichlgut am Mondsee, O.-Ö. Etwa $^2/_3$ nat. Gr. Originale im Paläontol. u. Paläobiolog. Inst. d. Univ. Wien.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



A



B

Abb. 4. Ebensolche Reststücke wie in Abb. 3; A von außen, B von innen, die unterste Klappe wieder mit Blutegelkokons (vgl. Abb. 3). Pichlgut am Mondsee, O.-Ö. Etwa $^2/_3$ nat. Gr. Originale im Paläontol. u. Paläobiol. Inst. d. Univ. Wien.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Andererseits vermögen, wie bereits oben vorweggenommen, an Schalen bzw. Klappen auch verschiedene Ursachen gleiche Wirkungen hervorzurufen. Als ich einige Schalen bzw. Klappen unserer Anodonten auf mein Zimmer genommen, dort zum Trocknen aufs Fensterbrett gelegt und, mit anderen Arbeiten beschäftigt, übersehen hatte, daß die Sonnenstrahlen das Fenster erreichten, wurde ich unfreiwillig Zeuge davon, wie, unter dem Einfluß der Sonnenbestrahlung und von einem eigenartig klirrenden Geräusch begleitet, an den Klappen Sprünge entstehen können, die gegenüber dem zackigen Sprung in der linken Klappe des in Abb. 5 dargestellten Stückes keinerlei Verschiedenheiten feststellen ließen. Die Tatsache der Sprungbildung an Muschelschalen durch Sonnenbestrahlung war mir freilich längst bekannt, hatte ich doch selbst auf einen fossilen Fall schon vor Jahren hingewiesen (13, S. 393/394), aber die Gleichartigkeit der Sprünge an den erwähnten *Anodonta*-Schalen trotz so verschiedener Ursachen war doch sehr eindrucksvoll[6].

Die Frage der Schalen- bzw. Klappenbeschädigungen ist mit diesen Betrachtungen aber keineswegs erschöpft. Wie kommt es z. B., daß in der Regel nur eine *Anodonta*-Klappe beschädigt wird, wie, daß gelegentlich dies auch mit beiden geschieht? Wie geht denn überhaupt die Bisamratte zu Werke, wenn sie zu den Weichteilen der Teichmuscheln gelangen will? Arbeitet sie nur mit den Zähnen und mit welchen? Nimmt sie auch die Vorderbeine zu Hilfe? Alle diese und ähnliche Fragen drängen sich auf. Ihre sichere[7] Beantwortung scheint mir ohne direkte Beobachtung kaum möglich. Nur folgendes läßt sich — so glaube ich — aus den erhobenen Befunden wie den durchgeführten Vergleichen mit ziemlicher Sicherheit erschließen: Einmal, daß die Teichmuscheln von der Bisamratte irgendwie in analoger Weise aufgeknackt werden wie wir beim Öffnen von Nüssen mittels eines Nußknackers

[6] Nach A. Papps Beobachtungen am Wörther See soll es auch bei durch den Sturm an das Ufer geschwemmten Anodonten, wo innerhalb der Klappen noch der Weichkörper vorhanden ist, durch dessen Trocknen infolge der Sonnenbestrahlung bzw. durch den Zug der schrumpfenden Muskelfasern zu einem Zerbrechen der Schalen kommen. In seiner briefl. Mitteilung vom 4. 6. 1946 fügt Papp noch hinzu, daß er Ähnliches 1937 an der Ostsee bei dünnen *Mya*-Schalen beobachtet habe. Da das Ligament länger erhalten bleibt, könnten solche zerbrochene Schalen im Verband fossil werden.

[7] Bei dem in Abb. 5 wiedergegebenen Stück ließe sich aus der Verschiedenartigkeit der Sprünge in den beiden Klappen (s. oben) und aus der hieraus zu folgernden verschiedenen Druckbeanspruchung beider Klappen vielleicht mutmaßen, daß in diesem Falle die Muschel, eine Klappe oben, die andere unten, aufgeknackt wurde — aber eben nicht mehr.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zu Werke gehen[8]. Dann, daß dieser Vorgang verschieden ist von dem beim Öffnen der Unionen und der Flußperlmuscheln angewandten Verfahren, wo die Schale bzw. Klappe nicht durch Aufknacken zertrümmert, sondern der Zutritt zum Weichkörper offensichtlich durch Nagen geschaffen wird. Wie das geschieht, sagt das angeführte Schrifttum nicht, höchstens gibt Toldts Bemerkung über die meißelförmigen, sehr kräftigen Schneidezähne (10, S. 15) darauf einen gewissen Hinweis; aber daß es sich bei Unionen, wo das Schloßband und die Wirbel zernagt werden, und bei Flußperlmuscheln, wo das genagte Loch vor oder hinter dem Wirbel auf den dort gelegenen Schließmuskel trifft, um von der Teichmuschelbearbeitung verschiedene Vorgänge handelt, kann kaum zweifelhaft sein. Demnach ergibt sich aber drittens, daß die Bisamratte Schalen verschiedener Artzugehörigkeit in unterschiedlicher Weise anzupacken versteht, wobei wohl die Schalenbeschaffenheit, besonders die Schalendicke, die entscheidende Rolle spielen dürfte. Und viertens folgt daraus, daß das Loch in den Flußperlmuschelschalen beim vorderen oder beim hinteren Adduktor liegt, daß die Bisamratte auch bei artgleichem Material verschiedene Verfahren anzuwenden versteht, wobei wieder erst zu prüfen wäre, ob sie als individuell, sippen-, ortsweise oder in mehreren oder allen diesen Belangen verschieden zu bewerten sind. So bleibt noch mancherlei zu klären, und als Paläobiologe kann ich nur den Wunsch aussprechen, daß die Neobiologen, vor allem an entsprechend gelegenen biologischen Stationen und Forschungsanstalten tätige, diese ebenso reizvollen wie dankbaren Fragen weiter verfolgen möchten.

5. Zusammenfassung und Schlußbetrachtungen.

Anhäufungen von teilweise beschädigten Schalen und Klappen der Teichmuschel (*Anodonta piscinalis* Nilss. *fa. rostrata* Held) in einem Bootshaus am Mondsee im Salzkammergut wie im benachbarten Seeuferbereiche ließen die Frage ihrer Entstehung

[8] So wird auch die wechselnde Gestalt der Bruchstücke verständlich, die ja beim Aufknacken von Nüssen mittels eines Nußknackers in gleicher Weise zu beobachten ist; sie stellt eben eine Folge des Wechsels der Druckstärke wie der unterschiedlichen Druckfestigkeit der unmittelbar vom Werkzeug getroffenen Schalenstellen dar. Bei den Bisamratten bzw. *Anodonta*-Schalen könnte ferner hinzukommen, daß, wenn auf die eine Klappe von oben, auf die andere von unten „gedrückt" wird, der Druck von oben und unten nicht gleich groß wäre (vgl. Anm. 7).

aufwerfen. Beobachtungen und weitere Untersuchungen führten zu der Feststellung, daß es sich um Lebensspuren, u. zw. um Mahlzeitreste der Bisamratte (*Fiber zibethicus* L.) handelt, welche die Muscheln offenbar ans Land bringt, hier die Schalen aufknackt und die Weichteile verzehrt. Neben diesem neuerlichen, durch den Mageninhalt (s. S. 359) noch erhärteten Beweis von der mehr weniger partiellen Molluscophagie der Bisamratte erwuchsen aus einem Vergleich mit dem bisherigen einschlägigen Schrifttum zusätzliche Ergebnisse. Vor allem zeigte sich, daß die Bisamratte die Schalen bzw. Klappen verschiedenartiger Muscheln in unterschiedlicher Weise beschädigt und daher beim Öffnen derselben verschieden verfährt; daß sie aber auch gleichartige Muscheln nicht immer in ganz gleicher Weise angeht. Inwieferne hier neben der Schalenbeschaffenheit also auch (im zweiten Falle) individuelle, sippen- oder ortsweise Gepflogenheiten eine Rolle spielen, bedarf noch weiterer Klärung durch planmäßige Beobachtungen und Untersuchungen. Und ebensolche wären vonnöten, um Grad und Maß der mehr weniger partiellen Molluscophagie wie deren allfälliges individuelles, sippen- oder ortsweises Schwanken zu ermitteln. Der Erörterung des eben kurz umrissenen eigentlichen Gegenstandes unserer Betrachtungen wurden an gegebener Stelle noch einige Bemerkungen über die gegenseitigen Längenverhältnisse der einzelnen Skeletteile bzw. -abschnitte der Bisamratte eingefügt.

Bei dem Versuch, die Ergebnisse durch Zusammenfassung in wenige, knappe Sätze noch klarer herauszuarbeiten, gelangt man jedoch nicht nur zu den oben verzeichneten Aussagen, welche die Lösung des eingangs gestellten Problems, die Beantwortung der aufgeworfenen Fragen betreffen. Der Blick wird vielmehr bei solcher Rückschau unwillkürlich auch auf Erkenntnisse allgemeinerer Natur hingelenkt, die sich, wie so oft, aus derartigen Spezialuntersuchungen gewinnen lassen. Wir wollen uns einen kurzen Hinweis auf sie um so weniger versagen, als es sich dabei um Erkenntnisse handelt, die vornehmlich unser eigenes Fachgebiet und seine Forschungsmethodik berühren.

Der Paläobiologe kann, wie bekannt, nicht alles für ihn Wissenswerte ohne weiteres aus den fossilen Dokumenten ablesen, er muß vielmehr manches davon erst durch ein besonderes Verfahren, die paläobiologische Analyse, erheben, wobei er sich des Schließens per analogiam von Gegenwärtigem auf Vergangenes als eines ofterprobten und vielbewährten Hilfsmittels bedient. Und nun stellen wir uns einmal vor, die eingangs beschriebene Anhäufung von Schalen und Schalentrümmern der Teichmuschel und ihre Aufarbeitung, Umlagerung und Einbettung wären nicht in der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gegenwart vor unseren Augen erfolgt, sondern das heute bestenfalls subfossil gewordene Muschelpflaster wäre bereits richtig fossil, sein Werden läge in weiter Vergangenheit. Wären wir imstande, ein solches fossiles Vorkommen richtig zu deuten, die verschiedenen Phasen seiner Genese, die an ihr beteiligten Lebewesen und Faktoren lückenlos herauszuanalysieren? Würde das einem Forscher gelingen, der von dem gegenwärtigen Geschehen keine Kenntnis hätte? Vor allem aber — und damit kommen wir zum Kern des Problems, das wir aufzeigen wollen — ist es so ausgemacht, daß selbst der mit diesem heutigen Geschehen vertraute Fachmann den angenommenen fossilen Parallelfall richtig erkennen würde? Ich denke, die hier in mehrfacher Abwandlung gestellte Frage wirft auf die der Lösung einer derartigen Aufgabe entgegenstehenden Schwierigkeiten, auf die Notwendigkeit neobiologischer Schulung aller Paläobiologen wie auf die Grenzen der eigenen Arbeitsmethodik ein grelles Licht — und sich daran von Zeit zu Zeit zu erinnern, kann nur nützlich sein.

Doch unsere Studie über Lebensspuren und Nahrungsweise der Bisamratte enthält noch ein weiteres Beispiel ähnlicher Art. Wie gleichfalls allgemein bekannt ist, muß jeder Organismus und jeder Teil eines solchen, der irgendwelche Aufgaben zu erfüllen hat, funktionsgemäß, d. h. leistungsfähig, gebaut sein. Die Wechselbeziehung zwischen Form und Funktion gilt uns demgemäß als wichtigster Schlüssel zu einem tieferen Verständnis des historischen Wandels der Lebensformen, sie gehört zu den grundlegendsten Erkenntnissen der allgemeinen Lebensforschung wie der Lebensgeschichte und der Analogieschluß von der Form auf die Funktion zu dem wesentlichsten Rüstzeug des Biohistorikers. Und nun nehmen wir nicht, wie oben, die Mahlzeitreste der Bisamratte, sondern diese selbst uns vor unter der Annahme, sie wäre eine fossile Form, deren Lebensweise durch eine paläobiologiche Analyse wie bei einer solchen zu ermitteln wäre. Ein erfahrener Fachmann müßte da wohl aus der Kürze des Halses bzw. seiner fünf hinteren Wirbel, aus den Proportionen der Gliedmaßen bzw. -knochen, aus Länge und Querschnitt der Schwanzregion bzw. des Schwanzes (soweit Weichteile oder Weichteilspuren überliefert wären auch aus der Schwanzbeschuppung, aus den Schwimmhäuten, aus der Kleinheit und Verschließbarkeit der Ohren), mancherlei Hinweise auf Lebensraum und Fortbewegungsart abzulesen vermögen, aber würde er auch in analoger Weise aus dem rein arvicoliden Gebiß die partielle Molluscophagie erschließen können? Die Antwort auf diese Frage ergibt sich schon aus der Geschichte unseres Falles; denn eben das Gebiß löste bei Prell die Vorstellung aus, daß die

Bisamratte nicht oder höchstens ganz gelegentlich Muscheln verzehren könnte, und so kam er, in dieser Vorstellung bestärkt, als er in aus Bisamrattenburgen stammenden Anodonten- und Unionenschalen mangels Nagespuren keine Mahlzeitreste zu erkennen vermochte, schließlich dazu, auch die benagten Flußperlmuschelschalen in der erwähnten Weise zu mißdeuten (s. S. 364). Ebenso ist Toldts abschließende Stellungnahme zur Nahrungsweise der Bisamratte, wie sein Hinweis auf Gebiß und Blinddarm bekundet (s. S. 365), sichtlich durch den anatomischen Befund mitbestimmt.

Dieses zweite Beispiel, welches die Erinnerung an die Schwierigkeiten und Grenzen unserer Arbeitsmethodik in recht eindrucksvoller Weise zu besorgen vermag, führt uns aber noch zu weiteren Betrachtungen. Im ersten Falle, bei den Mahlzeitresten, mußte die Schwierigkeit der Deutung einfach hingenommen werden als Folge der geringen Spezifität, fast möchte man sagen Aspezifität, dieser Lebensspuren; hier aber, im zweiten, wo es sich nicht um Lebensspuren, sondern um odontologische Merkmale mit in der Regel klarer funktionsgemäßer Prägung handelt, scheint die Frage nahezuliegen, warum denn diese funktionsgemäße Prägung, d. h. Anpassung, fehlt, warum denn nicht, wie bei anderen Muschelfressern, ein sogenanntes durophages Gebiß oder doch wenigstens eines mit durophagen Zügen vorhanden ist. Durophage, d. h. halbkugel- bis pflastersteinförmige oder zu Platten verschmolzene Zähne gelten doch so sehr als Kennzeichen für Muschelverzehrer und andere „Hartfresser", daß aus entsprechenden Gebißtypen fossiler Formen allgemein und ohne weiteres auf ein Zerschneiden, Zerbrechen oder Zerreiben von Muscheln, Korallenzweigen u. dgl. geschlossen wird. Soll denn bei der Bisamratte eine Ausnahme von der als Grundregel erkannten Beziehung zwischen Gebiß und Nahrung und damit zwischen Form und Funktion vorliegen? Oder sollte die partielle Molluscophagie hier noch eine so junge Erwerbung sein, eine spätere als die amphibiotische Lebensweise, und deshalb zum Unterschied von dieser noch keine entsprechende Prägung, keine Anpassung ausgelöst haben?

Die Antwort ist nicht leicht und in wenigen, einer an sich anderen Fragen gewidmeten Studie anfügbaren Sätzen, nicht erschöpfend zu geben. Ich will daher nur anzudeuten versuchen, wie sie meines Erachtens etwa zu lauten hat. Ich vermag nicht zu glauben, daß beim Bisamrattengebiß die Beziehung zwischen Form und Funktion fehlen könnte, daß es eine Ausnahme von der Grundregel funktionsgemäßer = leistungsfähiger Gestaltung darstellen würde. Und eben deshalb kann mich auch die an sich gewiß denkbare Interpretation, die partielle Molluscophagie habe, weil erst

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

jüngstens (und — siehe oben — erst einige Zeit nach der amphibiotischen Lebensweise) angenommen, noch keine adaptive Umgestaltung (wie diese) ausgelöst, nicht befriedigen; eine Interpretation übrigens, die, solange wir nicht über die zu ihrer Beglaubigung erforderlichen historischen Daten — Zeitpunkt des Überganges zur amphibiotischen Lebensweise, Zeitpunkt des Beginnes der partiellen Molluscophagie und gegenseitige Zeitlage dieser beiden lebensgeschichtlichen Ereignisse — verfügen[9], bloß als behelfsmäßige bewertet werden könnte. Viel eher möchte ich die Lösung des angeschnittenen Problems in einer anderen Richtung suchen. Nach meinen Feststellungen wie nach den Beobachtungen und Angaben anderer Autoren verzehrt die Bisamratte nur die Weichkörper der Muscheln; die Schalen bzw. Klappen werden nur angenagt oder aufgeknackt, aber nicht weiter zerkleinert. Das Annagen der Klappen bzw. Schalen werden nun wohl die für alle Rodentier typischen (wenn auch, worauf unlängst O. Abel nachdrücklich hingewiesen hat — vgl. 14, S. 14/15, 38 ff., 95 ff. — nicht durchwegs ganz gleich funktionierenden) „Nagezähne" ohne weiteres bewerkstelligen können; diese ermöglichen ja beispielsweise auch dem Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.) die Erzeugung von Löchern in Nußschalen, welche den von der Bisamratte in Flußperlmuschelschalen genagten entschieden ähneln. Was aber das Aufknacken betrifft, so scheinen mir die Kiefer der Bisamratte, genauer das Kiefergelenk und die beiden horizontalen Kieferäste samt den Backenzahnreihen, ein Werkzeug darzustellen, das grundsätzlich dem Nußknacker, von dem wir oben sprachen, vergleichbar ist und dementsprechend zu funktionieren vermag. Mit anderen Worten: Die Lösung des behandelten Problems scheint mir darin gelegen, daß gar keine ganz richtige Durophagie vorliegt, weil nur der Weichkörper der Muscheln zerkleinert und verzehrt wird, und daß für diese Art von Durophagie, welche sich auf das Nagen eines Loches in den Schalen (Klappen) bzw. auf das Aufknacken derselben beschränkt, die „Nagezähne" im einen, die hintere Kieferregion samt Gelenk und Backenzähnen im anderen Falle ein durch-

[9] Solche fehlen, soweit ich sehe, fast ganz; was vorliegt, ist nicht eindeutig. So steht der von Toldt a. a. O. wiedergegebenen Aussage, daß die Bisamratten „entgegen dem Verhalten ihrer nordamerikanischen Stammesbrüder in Europa Allesfresser geworden seien", was also auf reine Herbivorie in Nordamerika und Übergang zur (partiellen) Molluscophagie erst in Europa, mithin erst in diesem Jahrhundert, schließen ließe, Kühnelts Bericht über die (partielle) Molluscophagie der nordamerikanischen Bisamratten (vgl. S. 363, Anm. 4) gegenüber, der die Möglichkeit einer schon früheren (partiellen) Molluscophagie der Bisamratten in Nordamerika jedenfalls offenläßt.

aus ausreichendes, d. h. entsprechend leistungsfähiges Instrument bilden. Unsere Fragestellung war also von einer unrichtigen Voraussetzung ausgegangen. Die funktionsgemäße Prägung fehlt eben gar nicht, und eine besondere Um- bzw. Ausgestaltung des Gebißapparates war beim Übergang zur partiellen Molluscophagie gar nicht nötig, weil einerseits diese Art der Molluscophagie nicht als eigentlich durophage, sondern gewissermaßen bloß als durophagide Nahrungsweise zu bewerten ist, weil andererseits das Nagergebiß mit den „Nagezähnen" und den Reibplatten seiner Kauebenen einen Typus repräsentiert, der die Bezeichnung durophagid desgleichen verdient[10].

So lehren uns also beide Beispiele im wesentlichen ein und dieselbe allgemeine Erkenntnis: daß eine nicht eindeutig auf nur eine Ursache oder Funktion beziehbare, in diesem Sinne also aspezifische oder atypische Gestaltung, daß eine auf mancherlei Weise entstehende oder verschiedene Funktionen ermöglichende (pluripotente) Form die Erzielung eines richtigen Ergebnisses bei einer paläobiologischen Analyse erschweren, ja unter Umständen sogar in Frage stellen kann[11].

Diese Erkenntnis ist aber nicht die einzige allgemeiner Natur, die aus diesem Falle neuerliche Bestätigung erhält. Indem er uns von rezenten Beobachtungen zu lebensgeschichtlichen Fragen verschiedenster Art führte und uns dabei die oberwähnten Schwierigkeiten aufzeigte, hat er auch die Notwendigkeit solcher Beobachtungen für den Biohistoriker wiederum erwiesen, von der wir eingangs (s. S. 355) gesprochen haben. Und ebenso hat er dargetan, wie bei der lebensgeschichtlichen Betrachtung rezenter Befunde auch Fragen auftauchen, die der Neobiologe von sich aus kaum stellen wird, die aber doch auch für ihn von einigem Interesse sein dürften. Damit bezeugt er aber des weiteren, wie fruchtbringend solche Arbeiten auf dem Grenzgebiete von Paläobiologie und Neobiologie für diese beiden Hälften der Lebensforschung sind und wie erst beide gemeinsam sich zu einem die Gesamtheit des Lebens umfassenden Ganzen ergänzen.

[10] Ähnlich scheint die Beibehaltung des pflanzenfresserartigen Blinddarmes (s. S. 365) bei der weiterhin partiellen Herbivorie verständlich.

[11] Ob solcher Begrenztheit einer Forschungsmethode deren sonstigen Wert in Zweifel ziehen zu wollen, wäre ebenso abwegig wie unwissenschaftlich; doch sich ihrer bei gegebenem Anlasse zu erinnern, kann nur von Nutzen sein (vgl. S. 372).

Literaturverzeichnis.

1. Ehrenberg, K., Über bio- und morphologische Eigenschaften der Bisamratte (*Fiber zibethicus* L.) und ihre biohistorische Bedeutung. Öst. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Akad. Anz. 1948, 3. (Vgl. auch: Wer war der Täter? Fraßspuren an Schalen von Süßwassermuscheln aus Österreich und seinen Nachbarländern. Natur und Technik, **4**, 4, Wien 1950.)
2. Schäfer, W., Zur Fazieskunde des deutschen Wattenmeeres. 1. Dangast und die Ufersäume des Jadebusens. Senckenberg. naturf. Ges. Abh. 457, Frankfurt a. M. 1941.
3. Heck, L., Brehms Tierleben, 11. Bd. (Säugetiere 2. Bd.), 2. Aufl.
4. Flower, W. H., Einleitung in die Osteologie der Säugetiere, 3., v. H. Gadow durchgesehene Aufl. Leipzig (W. Engelmann) 1888.
5. Ehrenberg, K., Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge. II. Untersuchungen über umfassendere Skelettfunde als Beitrag zur Frage der Form- und Größenverschiedenheiten zwischen Braunbär und Höhlenbär. Palaeobiologica, **7**, 5/6, Wien 1942.
6. Kobelt, W., Die Verbreitung der Tiere. Leipzig, H. Tauchnitz-Verlag 1902.
7. Prell, H., Die Bisamratte als wirtschaftlicher Feind der Perlfischerei. (Zur Aufklärung eines biologischen Irrtums.) Naturwissenschaften **12**, 37, Berlin 1924.
8. Pustet, A., Die Bisamratte als wirtschaftlicher Feind der Perlfischerei. Allg. Fischerei-Zeitung **50**, 13/14, Augsburg 1925.
9. Thenius, E., Das Meerschweinchen — biologisch betrachtet. Österr. Zool. Zeitschr. **2**, 4, Wien 1950.
10. Toldt, K. jun., Die Bisamratte (*Fiber zibethicus* L.) mit besonderer Berücksichtigung ihres Auftretens in Österreich. Arbeiten d. Reichs-Zentrale f. Pelztier- u. Rauchwaren-Forschung 15, Leipzig 1929 (Sonderdruck aus: „Die Pelztierzucht“ **4—5**, Lelpzig 1928/29).
11. Scheuring, L., Kann man die Deutsche Perl-Erzeugung heben und welche Gefahren drohen unseren Muschel-Beständen? Natur u. Volk, **69**, 2, Frankfurt a. M. 1939.
12. Varga, L. und Mika, F., Die Bisamratte (*Ondatra zibethica* Lac.) in der Umgebung von Sopron, nebst Beobachtungen über ihre Lebensweise. Állattani Közlemények **34**, 1/2, Budapest 1937.
13. Ehrenberg, K., Die paläobiologischen Sammlungen d. paläontolog. u. paläobiolog. Inst. d. Univ. Wien. 2. Mittlg. Die Darstellung der Fossilisationserscheinungen I. Palaeobiologica **4**, Wien und Leipzig 1931.
14. Abel, O., Studien über vergrößerte Einzelzähne des Vordergebisses der Wirbeltiere und deren Funktion. Palaeobiologica **8**, 1/2, Wien 1944.